

# Aspectos de la fitogeografía y autecología de las especies cubanas de *Asplenium* L. (*Aspleniaceae*, *Pteridophyta*)

## About phytogeography and autecology of Cuban *Asplenium* L. species (*Aspleniaceae*, *Pteridophyta*)

Ledis REGALADO GABANCHO<sup>1</sup>, Carlos SÁNCHEZ<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Instituto de Ecología y Sistemática (La Habana, Cuba)  
ledisregalado@yahoo.com

<sup>2</sup>Jardín Botánico Nacional (La Habana, Cuba)  
sanchez\_villaverde@yahoo.es

Recibido: 17 de marzo de 2003

Aceptado: 7 de mayo de 2003

### RESUMEN

*Asplenium* L. constituye uno de los géneros de pteridófitos mejor representados en Cuba, con 37 especies. Se realizó un estudio fitogeográfico del grupo, así como el análisis de la autecología de las especies, a partir de observaciones directas en ambientes naturales y registros de herbario. Se construyeron matrices de presencia-ausencia de éstas por distritos fitogeográficos, a las cuales se les aplicó un índice de similitud y un Análisis de Parsimonia de Endemismos. Se ofrecen los principales indicadores autecológicos para el género en Cuba, como son: modo de vida, tipo biológico, altitud, iluminación circundante, tipo de sustrato y formaciones vegetales en las que se presentan, siendo mayormente rupícolas, encontrándose generalmente en bosques húmedos de montaña, de 200-900 m. Las mayores afinidades entre la distribución de las especies por distritos fitogeográficos y las relaciones de afinidad florística se establecen en los distritos fitogeográficos montañosos de las regiones central y oriental del país.

### PALABRAS CLAVE

*Aspleniaceae*  
*Asplenium*  
Ecología  
Fitogeografía  
Pteridófitos

**ABSTRACT**

*Asplenium* L., with 37 species is one of the most abundant pteridophyte genus in Cuba. A phytogeographical and autecological survey was carried out, taking into account observations of the plants in natural environments and herbarium specimens information. A presence-absence matrix with the species distribution in each phytogeographical district was evaluated with Similarity Index of Sorensen and Parsimony Analysis of Endemicity (PAE). The autecology points for Cuban species of *Asplenium* are presented: life-form, altitude, surrounding illumination, substratum, vegetation type and morphological adaptations. Cuban species of *Asplenium* are mostly epipetric, living in tropical rainforests, in mountains between 200 and 900 meters high. The closest relationships among the phytogeographical districts are established between those of central and eastern mountainous regions.

**KEY WORDS**

*Aspleniaceae*  
*Asplenium*  
 Phytogeography  
 Ecology  
 Pteridophytes

**SUMARIO** 1. Introducción. 2. Materiales y métodos. 3. Resultados y discusión. 4. Conclusiones. 5. Agradecimientos. 6. Referencias bibliográficas.

**1. Introducción**

*Asplenium* L., con más de 700 especies descritas (Proctor 1985), constituye un género cosmopolita, propio de bosques húmedos, aunque puede encontrarse en lugares más secos como acantilados o lechos de lava (Tryon & Tryon 1982). Sus representantes crecen generalmente en taludes rocosos, a lo largo de corrientes de agua, en el sotobosque o en farallones, y algunas especies son preferentemente epífitas. Las especies boreales son mayormente rupícolas y algunas están estrechamente asociadas a un tipo de roca en particular. También pueden crecer en sitios perturbados por el hombre, conviviendo con algún tipo de vegetación secundaria. Pueden alcanzar un rango de alturas desde el nivel del mar hasta los 3500 m, aunque más comúnmente ocupan desde 500 hasta 2500 m (Tryon & Tryon 1982).

Dentro de la pteridoflora cubana, *Asplenium* es uno de los géneros mejor representados, con 37 especies. Una vez concluida su actualización taxonómica para la nueva obra Flora de la República de Cuba y teniendo en cuenta su alta ocurrencia en bosques húmedos de montaña, se procede, en el presente trabajo, a realizar un estudio de su distribución geográfica en Cuba, así como de los aspectos esenciales de su autecología, con el propósito de crear las bases para el análisis del estado de conservación de este grupo de plantas y de las formaciones vegetales donde aparecen.

**2. Materiales y métodos**

Para la realización de este estudio, fueron revisados 1232 ejemplares pertenecientes a las colecciones de los herbarios cubanos HAC, HAJB, BSC y HISPJM.

**2.1. Método para los estudios autecológicos**

Para la caracterización de la autecología de las especies se visitaron un total de 21 localidades presentes en las tres subprovincias del país (Cuba Occidental, Cuba Central y Cuba

Oriental), según Borhidi & Muñiz (1986), entre los años 1996 y 2001: **1996**: Camagüey: Hoyo de Bonet. **1997**: Camagüey: Hoyo de Bonet; Pinar del Río: La Palma, Mogote Pico Chico; Viñales, Santo Tomás, Mogote de Mesa. **1998**: Pinar del Río: Sierra del Infierno; Sancti Spiritus: Alturas de Banao, Hoyo de Plátanos, Tetas de Juana y Caja de Agua; Sierra del Escambray, Pico Potrerillo, Alrededores de Cudina. **1999**: Sancti Spiritus: Alturas de Banao, Tetas de Juana, Hoyo de Plátanos, Caja de Agua. **2000**: Habana: Loma del Esperón, Sierra de Anafe y Alrededores del río Ariguanabo; Sancti Spiritus: Alturas de Banao, Tetas de Juana, Hoyo de Plátanos, Hoyo del Naranjal, Caja de Agua y Ruinas de Boleto; Villa Clara: Hanabanilla, Camino a la Colicambiá, Pico Tuerto, Arroyo Santana y Sendero de los Helechos, Cueva de la Vieja; Camagüey: Hoyo de Bonet. **2001**: Holguín: Arroyos Palmares y Facistor, camino a loma Redonda y alrededores de La Melba; Guantánamo: Los Lirios, afluentes y pluvisilvas del Jaguaní.

Se tuvieron en cuenta los siguientes datos ecológicos: **modo de vida**; **formación vegetal** según Capote & Berazaín (1984); **altitud** (metros), los datos fueron tomados a partir de las hojas cartográficas correspondientes o con Geopositional System (GPS); **altura sobre el nivel del suelo** (metros), apreciación cualitativa; **tipo de sustrato**; **iluminación circundante** (apreciación cualitativa: sombra; luz filtrada: en formaciones boscosas, efecto de «filtro biológico» de la vegetación; expuestos); **frecuencia de aparición**, según Sánchez (1996), con las categorías: común: colectado u observado más de cinco veces en el área estudiada durante las expediciones, en gran número de individuos o no; poco frecuente: colectado u observado entre tres y cinco veces en las áreas estudiadas, en agrupaciones densas o no de individuos; escaso: colectado o visto una o dos veces, generalmente con pocos individuos. Además se tuvo en cuenta el tipo biológico de cada especie según la clasificación de Raunkiaer (1934), modificada para los pteridófitos por Borhidi (1996).

Los datos recogidos para cada localidad donde se registran las especies cubanas de *Asplenium* son los siguientes: precipitaciones medias anuales, temperaturas medias anuales, régimen climático, rangos de la altitud del relieve y vegetación. Para ello fueron utilizados los mapas de Precipitación Media Anual (Izquierdo 1989), Temperatura Media Anual (Lapinel 1989), Regionalización Climática General (Díaz 1989), Hipsometría (Magaz 1989) y Vegetación Actual (Capote *et al* 1989), respectivamente.

## 2.2. Relaciones de afinidad florística entre los distritos fitogeográficos

Para la determinación de las relaciones florísticas entre los distritos fitogeográficos de Borhidi & Muñiz (1986), se confeccionó una matriz con los datos de presencia-ausencia de las especies por distrito fitogeográfico y aplicando el método de Parsimonia de Endemismos (Rosen 1988), donde 1 indica presencia y 0 ausencia del taxón en el área. Además, se añadió un área hipotética RA para enraizar el árbol. El análisis se llevó a cabo utilizando el programa WINCLADA versión 0.9.99i BETA (Nixon 1999), aplicando métodos heurísticos de búsqueda implícitos en el programa a partir de un algoritmo de simplicidad (Farris 1970) que se

basa en el método de búsqueda aleatoria de topologías y determinación de árboles con el menor número de cambios. La confiabilidad de los resultados se determinó mediante los índices de consistencia (Ci) (Kluge & Farris 1969) y de retención (Ri) (Farris 1989), implícitos también en los cálculos del programa. Se utilizó, además, el método de consenso estricto que brinda un resumen de las topologías obtenidas a partir del Análisis de Parsimonia de Endemismos, donde se mantienen los clados más fuertes en cuanto a sus relaciones florísticas. Este tipo de análisis se utiliza en aquellos casos en los cuales se obtiene un gran número de árboles con igual cantidad de pasos, lo cual es frecuente en los grupos con una amplia distribución.

Posteriormente se compararon los resultados obtenidos a partir del programa WINCLADA con los originados al aplicar el índice de Sorensen (1948) a la matriz de presencia-ausencia de las especies por distrito fitogeográfico, utilizando el paquete de programas estadísticos para el análisis de clusters de Coyula (1991).

### 3. Resultados y discusión

#### 3.1. Indicadores ecológicos del género *Asplenium* en Cuba

En la tabla 1 se muestra un resumen por especie de los indicadores ecológicos que se tuvieron en cuenta para este estudio.

Los representantes del género *Asplenium* se caracterizan, en general, por ser mayormente rupícolas y en menor grado epífitos, lignícolas o terrestres. Usualmente aparecen en taludes rocosos, epipétricos o fisurícolas, asociados con musgos y hepáticas. Cuando se encuentran lignícolas o epífitos, comúnmente se sitúan a pocos metros sobre el nivel del suelo. Mayormente se localizan en bosques húmedos de montaña, en lugares umbrosos, aunque algunas especies toleran lugares abiertos, con una mayor iluminación circundante.

Las formaciones vegetales en las cuales aparecen con mayor frecuencia las especies cubanas de *Asplenium* son el bosque pluvial montano, con 25 especies, el complejo de vegetación de mogotes, con 19 y el bosque siempreverde, con 16. De las posibles combinaciones de estas formaciones vegetales que comparten mayor número de especies, las más frecuentes son: bosque pluvial montano-bosque nublado, con cuatro especies; bosque pluvial montano-complejo de vegetación de mogote y bosque pluvial montano-bosque siempreverde-bosque semideciduo-complejo de vegetación de mogotes, con tres especies, respectivamente.

En correspondencia con el comportamiento del género a escala mundial, los representantes cubanos son mayormente rupícolas, con 32 especies creciendo sobre rocas (alternativamente), de las cuales 13 son estrictamente rupícolas. Como modos de vida alternativos, en cuanto a número de especies, le suceden las combinaciones rupícolas-epífitos, con nueve, rupícolas-epífitos-terrestres, con siete, y rupícolas-terrestres, con tres. Como excepciones se presentan dos especies epífitas y tres terrestres estrictas.

[illegible]

**Tabla 1.** Resumen de los parámetros ecológicos evaluados para las especies cubanas de *Asplenium*. **TB:** Tipo Biológico, H: Hemipterófito, nEpt: Epífito no membranoso; **MV:** Modo de Vida, G: Modo de vida general, R: Rupícola, T: Terrestre, E: Epífito, RF: Rupícola fisurícola, RE: Rupícola epipétrico, L: Lignícola; **ASNS:** Altura sobre el nivel del suelo; **I:** Iluminación circundante, S: Sombra, LF: Luz filtrada, E: Expuesto; **ASNM:** Altura sobre el nivel del mar; **FV:** Formación vegetal, Bpm: Bosque pluvial montano, Bn: Bosque nublado, Bsd: Bosque semideciduo, Bsv: Bosque siempreverde, Bp: Pinar, Vm: Complejo de vegetación de mogotes; **AVA:** Asociados a vías de agua; **TR:** Tipo de Roca, C: Calcífilos, NC: No calcífilos, I: Indiferentes al tipo de roca; **FA:** Frecuencia de aparición, X: Presencia; X-: Presencia ocasional.

Del total de especies con modo de vida rupícola, 14 son calcífilas estrictas, una prefiere rocas no calcáreas y otras 15 son indiferentes al tipo de sustrato rocoso sobre el cual se desarrollan. Entre las especies con modo de vida rupícola, 14 son fisurícolas y ocho son epipébricas. Los helechos epífitos pueden alcanzar desde los 0,5 hasta los 8 m sobre el nivel del suelo. La variante de modo de vida lignícola se presenta en 8 especies de manera ocasional, aunque existen especies como *A. salicifolium*, que se encuentra indistintamente epífita o lignícola y *A. dissectum*, que crece mayormente sobre madera en descomposición. Del total de especies analizadas, 6 se encuentran mayormente asociadas a vías de agua y otras 15 pueden estarlo o no. En el espectro biológico del grupo en estudio pueden encontrarse 27 especies hemicriptófitas, siete epífitas no membranosas y otras tres que comparten ambos tipos biológicos.

La frecuencia de aparición de estas plantas indica que alrededor del 49% está bien representado en el territorio nacional, aunque del 51% restante, el 32% se encuentra escaso y el 19% poco frecuente en ambientes naturales cubanos.

El rango de altitudes sobre el nivel del mar indica que pueden alcanzar de 0 a 1900 m, aunque más comúnmente se encuentran entre 200 y 900 m, donde aparecen las formaciones vegetales con mayores registros en cuanto a número de especies, como son el bosque pluvial montano, el bosque siempreverde y el complejo de vegetación de mogotes.

En cuanto a la iluminación circundante, la gran mayoría de las especies prefiere las condiciones de luz filtrada (28) o de sombra (21), ocho de las cuales se encuentran únicamente a la sombra y 14 sólo en condiciones de luz filtrada, mientras que sólo tres se han observado expuestas directamente a los rayos solares, dos de ellas en raras ocasiones (*A. abscissum* y *A. erosum*) y una con mayor frecuencia en dichas condiciones (*A. pumilum*).

### 3.2. Modos de vida

La tendencia de las especies de *Asplenium* en Cuba, en correspondencia con el comportamiento del género a escala mundial, es la de presentarse mayormente rupícolas. Las adaptaciones morfoecológicas de estas plantas al modo de vida rupícola les brindan un amplio rango de posibilidades de sobrevivir ante cambios ambientales pues es un modo de vida intermedio, con el cual las plantas no dependen totalmente de la existencia de suelo como sustrato, ni prescindan completamente de éste, como ocurre con las especies epífitas. Este hecho les brinda la oportunidad de aparecer como epífitos o terrestres, de manera alternativa, en dependencia del lugar donde lleguen las esporas una vez ocurrida la dispersión.

Las plantas que presentan la variante epipébrica viven directamente sobre la superficie de la roca y se dividen, a su vez, en dos grupos. Un primer grupo reúne aquellas especies que crecen con un hábito cespitoso, las cuales emiten estolones en varias direcciones, estableciendo, de esta manera, colonias con crecimiento horizontal, entremezcladas con musgos y hepáticas que habitualmente colonizan este tipo de sustrato. Ejemplos de ello los constituyen *A. auriculatum*, *A. delicatulum* y *A. jenmanii*. Generalmente, las plantas que poseen este tipo de hábito poseen

hojas con dimensiones menores de 10 centímetros de longitud. Otro grupo de plantas epipétricas, como *A. abscissum*, *A. laetum*, *A. erosum* y *A. praemorsum*, tienen un sistema radical bien desarrollado, las raíces crecen horizontalmente sobre la roca alcanzando dimensiones que coinciden con la proyección de la planta sobre el sustrato. Dichas raíces se expanden en todas direcciones fijando la planta de manera efectiva sobre el sustrato. Esto les permite, en los dos primeros casos (*A. abscissum* y *A. laetum*) vivir exitosamente sobre piedras que se encuentran justamente en el curso de las vías de agua.

En el caso de plantas con la variante fisurícola como: *A. myriophyllum*, *A. dentatum*, *A. mortonii*, *A. heterochroum* y *A. formosum*, entre otros, presentan, de manera general, un tallo con diámetro reducido que les permite introducirse justamente en las grietas de las rocas, con las yemas a ras de la superficie de éstas. Además desarrollan un denso sistema de raíces muy finas, de largas proporciones que se introducen en los intersticios de las rocas, garantizando así la sujeción de estas plantas al sustrato.

A manera de resumen, el tipo de tallo, la forma de crecimiento del sistema radical, el hábito de crecimiento de las plantas y las dimensiones del cormo, constituyen adaptaciones morfoecológicas al modo de vida rupícola en las especies del género *Asplenium* en Cuba.

No obstante, casos inversos en cuanto a la preferencia de uno u otro modo de vida también se observan dentro del grupo en estudio. Tal es el caso de *A. pteropus* y *A. radicans*, los cuales se comentan a continuación. *A. pteropus* es un helecho mayormente epífito, en ocasiones lignícola, que alcanza hasta un metro sobre el nivel del suelo y se encuentra generalmente en el bosque pluvial montano, en condiciones de sombra o de luz filtrada. En algunas ocasiones, puede aparecer, en un bajo número de individuos, rupícola epipétrico, con una considerable reducción de las dimensiones de sus hojas. *A. radicans* es una planta generalmente terrestre, que ha desarrollado la capacidad de tener un ápice radicante que enraíza y da origen a una nueva planta como estrategia de reproducción asexual. En la zona de la Gran Piedra, se registra su existencia como rupícola, asociado a vías de agua, al haber encontrado las condiciones apropiadas para la fijación de sus tallos de considerables dimensiones para este modo de vida.

Estos ejemplos demuestran la gran plasticidad ecológica y capacidad que tienen estas plantas para adaptarse a variaciones ambientales.

### 3.3. Distribución geográfica en Cuba

El género *Asplenium* en Cuba presenta 13 especies de amplia distribución en el territorio nacional (pancubanas), una especie occidental-oriental y ocho centro orientales. Las restantes se distribuyen en una sola subprovincia, según la clasificación de Borhidi (1996): dos occidentales, tres centrales y diez orientales (Tabla 2).

En cuanto a la distribución por distritos fitogeográficos, se presentan en 31 de los 36 distritos (Tabla 3), siendo el Turquinense y el Trinidadense los de mayor riqueza, con 26 y 22 especies, respectivamente.

**Tabla 2.** Distribución en Cuba de las especies de *Asplenium* L. la numeración coincide con la que aparece en la matriz básica de datos y en el cladograma

| Especies   | Distribución en Cuba       |
|--|----------------------------|
| 1. <i>Asplenium abscissum</i> Willd.                           | Pancubano                  |
| 2. <i>Asplenium alatum</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.            | Cuba Oriental              |
| 3. <i>Asplenium auriculatum</i> Sw.                            | Centroriental              |
| 4. <i>Asplenium auritum</i> Sw.                                | Pancubano                  |
| 5. <i>Asplenium corderoanum</i> Proctor                        | Cuba Central               |
| 6. <i>Asplenium cristatum</i> Lam.                             | Pancubano                  |
| 7. <i>Asplenium cuneatum</i> Lam.                              | Centroriental              |
| 8. <i>Asplenium delicatulum</i> C. Presl                       | Cuba Central               |
| 9. <i>Asplenium delitescens</i> (Maxon) L. D. Gómez            | Cuba Oriental              |
| 10. <i>Asplenium dentatum</i> L.                               | Pancubano                  |
| 11. <i>Asplenium dimidiatum</i> Sw.                            | Cuba Occidental y Oriental |
| 12. <i>Asplenium diplosceum</i> Hieron.                        | Centroriental              |
| 13. <i>Asplenium dissectum</i> Sw.                             | Cuba Oriental              |
| 14. <i>Asplenium erosum</i> L.                                 | Pancubano                  |
| 15. <i>Asplenium feei</i> Kunze ex Fée                         | Cuba Oriental              |
| 16. <i>Asplenium formosum</i> Willd.                           | Pancubano                  |
| 17. <i>Asplenium heterochroum</i> Kunze                        | Cuba Central               |
| 18. <i>Asplenium jenmanii</i> Proctor                          | Centroriental              |
| 19. <i>Asplenium juglandifolium</i> Lam.                       | Pancubano                  |
| 20. <i>Asplenium laetum</i> Sw.                                | Centroriental              |
| 21. <i>Asplenium x lellingerianum</i> C. Sánchez & L. Regalado | Cuba Occidental            |
| 22. <i>Asplenium monodon</i> Liebm.                            | Pancubano                  |
| 23. <i>Asplenium mortonii</i> Duek                             | Centroriental              |
| 24. <i>Asplenium myriophyllum</i> (Sw.) C. Presl               | Pancubano                  |
| 25. <i>Asplenium praemorsum</i> Sw.                            | Centroriental              |
| 26. <i>Asplenium pteropus</i> Kaulf.                           | Cuba Oriental              |
| 27. <i>Asplenium pumilum</i> Sw.                               | Pancubano                  |
| 28. <i>Asplenium radicans</i> L.                               | Centroriental              |
| 29. <i>Asplenium rectangulare</i> Maxon                        | Pancubano                  |
| 30. <i>Asplenium rhomboidale</i> Desvaux                       | Cuba Oriental              |
| 31. <i>Asplenium salicifolium</i> L.                           | Pancubano                  |
| 32. <i>Asplenium serra</i> Langsd. & Fischer                   | Cuba Oriental              |
| 33. <i>Asplenium serratum</i> L.                               | Pancubano                  |
| 34. <i>Asplenium verecundum</i> Champ. ex Fourn.               | Cuba Occidental            |
| 35. <i>Asplenium radicans</i> x <i>cuneatum</i>                | Cuba Oriental              |
| 36. <i>Asplenium auriculatum</i> x <i>salicifolium</i>         | Cuba Oriental              |
| 37. <i>Asplenium serra</i> x <i>erosum</i>                     | Cuba Oriental              |

**Nota:** Los híbridos que se denominan por los binomios de las posibles especies parentales son reconocidos sobre la base de caracteres macro y micromorfológicos intermedios y la presencia de esporas marcadamente abortivas



**Tabla 3.** Matriz de datos presencia-ausencia de las 37 especies, empleada en el análisis de Parsimonia de Endemismos y de Similitud de Sorensen, para determinar las relaciones florísticas entre los distritos fitogeográficos de Borhidi & Muñiz (1986)

| RA               | Especies |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |
|------------------|----------|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
|                  | 1        | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 0 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 0 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 0 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 |   |   |
| guanahacabibense | 0        | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| pinarense        | 1        | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| geronense        | 0        | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| viñalense        | 1        | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| cajalbanense     | 0        | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| rosariense       | 1        | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| jarucoense       | 0        | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| havanense        | 0        | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| güinense         | 0        | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| cascajalense     | 0        | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| trinidadense     | 1        | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| spirituense      | 1        | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| claraense        | 0        | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| camagüeyense     | 1        | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| holguinense      | 0        | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| sagüense         | 0        | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| guaimarense      | 0        | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| cautoense        | 0        | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| gibarense        | 0        | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| nipense          | 0        | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| cristalense      | 1        | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| moaense          | 1        | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| baracoense       | 1        | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| purialense       | 1        | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| yaterense        | 1        | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| turquinense      | 1        | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| pie draense      | 1        | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| tablaense        | 1        | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| pilonense        | 0        | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| uveroense        | 0        | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| guantanamense    | 0        | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |

Obsérvese que la mayor diversidad de especies se encuentra en los distritos donde aparecen las mayores elevaciones del país, en correspondencia con la variedad de tipos de hábitats que ofrecen sus distintos niveles altitudinales. Otros distritos con una buena representación de especies los constituyen el Piedraense, con 18 especies, Spirituense, con 16, Purialense y Yaterense, con 15 y Viñalense, con 14.

La tendencia del comportamiento del género en Cuba es la de encontrarse en regiones con precipitaciones medias anuales entre 1800 y 2200 (-3400) mm, temperaturas entre 16 y 26 °C, con un clima montañoso, con humedad alta y estable, baja evaporación y temperaturas frescas; el rango de altitud del relieve está entre los 200 más de 1000 m y los tipos de vegetación más frecuentes son el bosque pluvial montano y submontano, bosque siempreverde submontano y

de baja altitud, bosque semideciduo mesófilo, complejo de vegetación de mogotes y en menor medida, bosque nublado típico y vegetación secundaria, así como plantaciones de café y cacao.

En los casos de especies muy ampliamente distribuidas, como *A. dentatum* y *A. pumilum*, éstas pueden crecer en lugares con climas de llanuras y alturas con humedad estacional, relativamente estable, alta evaporación, altas temperaturas y alturas sobre el nivel del mar inferiores a los 200 m.

### 3.4. Relaciones de afinidad florística entre los distritos fitogeográficos

A partir de la matriz de presencia-ausencia de las especies por distrito fitogeográfico se obtuvieron 100 árboles igualmente parsimoniosos, cada uno con 92 pasos, con un índice de consistencia  $Ci = 40$  y un índice de retención  $Ri = 69$ . El número elevado de árboles se debe al número de especies de amplia distribución, que se encuentran prácticamente en todo el territorio, como son: *A. dentatum*, *A. abscissum*, *A. cristatum*, *A. erosum*, *A. monodon*, *A. myriophyllum*, *A. pumilum*, *A. salicifolium* y *A. serratum* (Tabla 3). Es por ello que se concentraron todos estos resultados en un árbol por el método de consenso estricto, que resume todas las topologías analizadas, preservando aquellos clados más fuertes y minimizando la influencia de las especies de amplia distribución de acuerdo con Morrone (1994).

En el cladograma seleccionado (Fig. 1), que posee 108 pasos, con índices de consistencia  $Ci = 40$  y de retención  $Ri = 69$ , se pueden observar dos grandes grupos I y II.

El grupo I corresponde con distritos que presentan muy baja presencia de especies del género pues todos poseen bajas elevaciones y muchos de ellos pertenecen a zonas costeras.

El grupo II está definido por *A. myriophyllum*, especie de amplia distribución y se subdivide, a su vez, en dos subgrupos IIA y IIB.

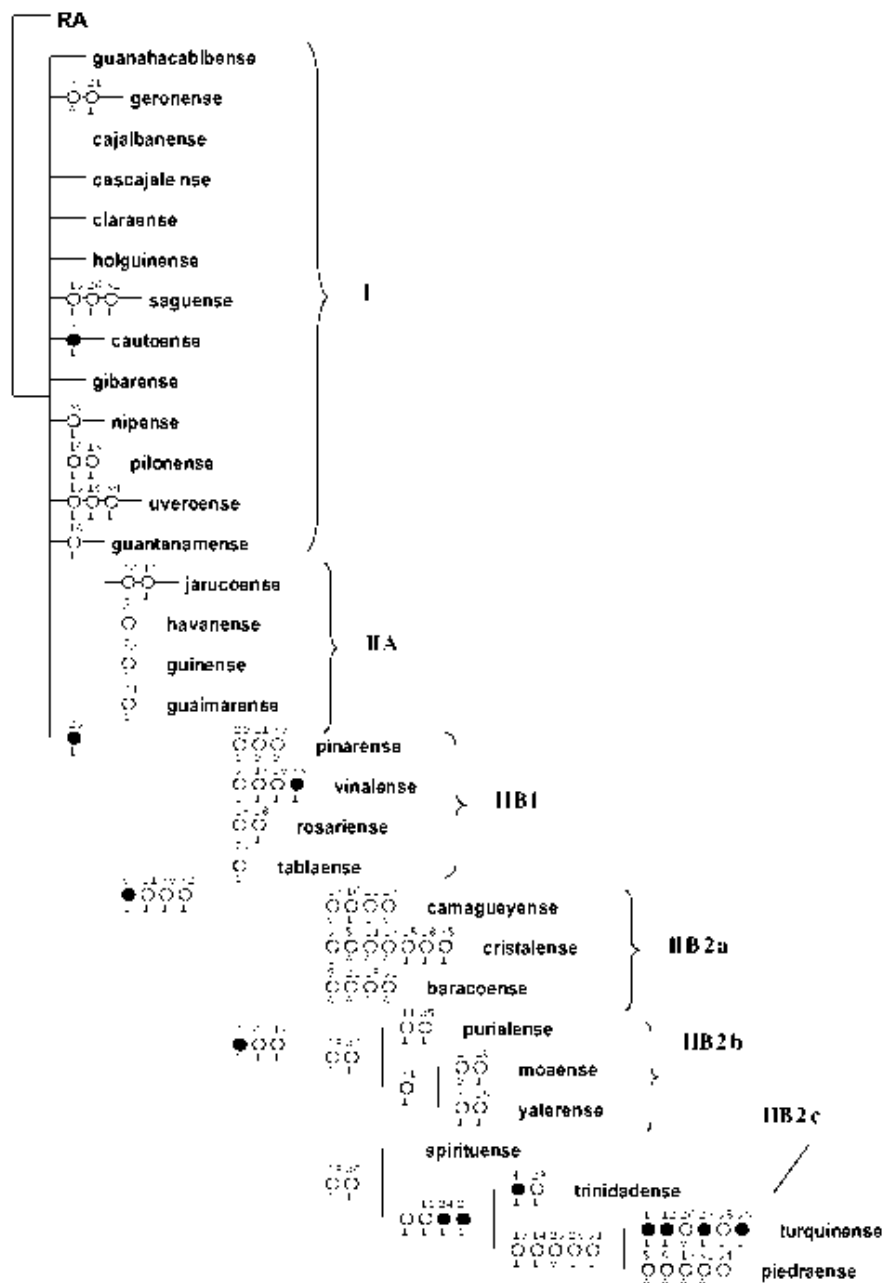
El subgrupo IIA se corresponde con distritos de bajas elevaciones, presentes en Cuba Central, también con una baja concentración de especies. Este grupo de distritos aparece en una serie de paralelismos, lo cual se debe a que en las topologías anteriores, los elementos de este clado se encuentran relacionados indistintamente entre sí, en todas las combinaciones posibles.

El subgrupo IIB reúne las áreas que poseen regiones montañosas y está determinado por cuatro especies de amplia distribución, como son: *A. abscissum*, *A. monodon*, *A. salicifolium* y *A. serratum*. Este subgrupo IIB, se subdivide a su vez, en otros dos grupos 1 y 2.

El clado 1 agrupa tres distritos con formaciones cársticas (mogotiformes) de Cuba Occidental y uno de Cuba Oriental, con las mismas características, en el cual sus elementos se encuentran en todas las combinaciones posibles en los cladogramas anteriores.

El clado 2, por su parte, reúne distritos montañosos de Cuba Central y Oriental y está definido por *A. auriculatum*, *A. cuneatum* y *A. erosum*. Este clado se vuelve a subdividir en otros tres grupos: a, b y c, los cuales se describen a continuación.

El grupo a concentra tres distritos, Camagüeyense, Cristalense y Baracoense, los cuales se combinan indistintamente entre sí en las anteriores topologías obtenidas.



**Figura 1.** Relaciones de afinidad florística entre los distritos fitogeográficos de Borhidi & Muñiz (1986), obtenidas a partir del Análisis de Parsimonia y Endemismo, consenso estricto. Los números se corresponden con las especies listadas en la Tabla 2.

El grupo b reúne tres distritos de Cuba Oriental, Purialense, Moaense y Yaterense, definido por *A. juglandifolium* y *A. mortonii*.

El subgrupo c es el más estable de todo el cladograma, aparece en todas las topologías y ofrece tres dicotomías: la primera, Turquinense-Piedraense, delimitada por especies como *A. dimidiatum*, *A. feei*, *A. pteropus* y *A. serra*; éstos, a su vez, se relacionan más estrechamente con el distrito Trinidadense, compartiendo las especies *A. auritum*, *A. diplosceum*, *A. praemorsum* y *A. radicans*. Una tercera dicotomía la conforman estos tres distritos con el Spirituense, presentando dos especies comunes: *A. juglandifolium* y *A. pumilum*.

Las mayores relaciones de afinidad florística se establecen entre los distritos que presentan elevaciones medias a altas, pues los representantes de *Asplenium* en Cuba son mayormente helechos de montañas.

Un clado muy fuerte en cuanto a la afinidad florística entre los distritos lo conforman las siguientes unidades: Turquinense, Piedraense, Trinidadense y Spirituense, los cuales albergan las mayores concentraciones de especies. Estos distritos poseen las mayores elevaciones por lo que presentan gran cantidad de hábitats disponibles para este tipo de plantas en los diferentes niveles altitudinales.

Este clado se encuentra muy relacionado con el formado por los distritos Yaterense, Moaense, Purialense, Cristalense y Baracoense. Esta agrupación demuestra que una parte de las especies de *Asplenium* son indiferentes al sustrato donde pueden crecer, sobre todo el tipo de roca y de suelo en las especies terrestres y rupícolas, siendo las características climáticas, las que unifican estas unidades en cuanto a las condiciones de temperatura y precipitaciones. El único distrito de Cuba Central incluido en este grupo es el Camagüeyense, representado por la localidad Hoyo de Bonet, que presenta características únicas dentro de la Sierra de Cubitas, proporcionando condiciones ideales de temperatura y humedad para el desarrollo de este grupo de plantas.

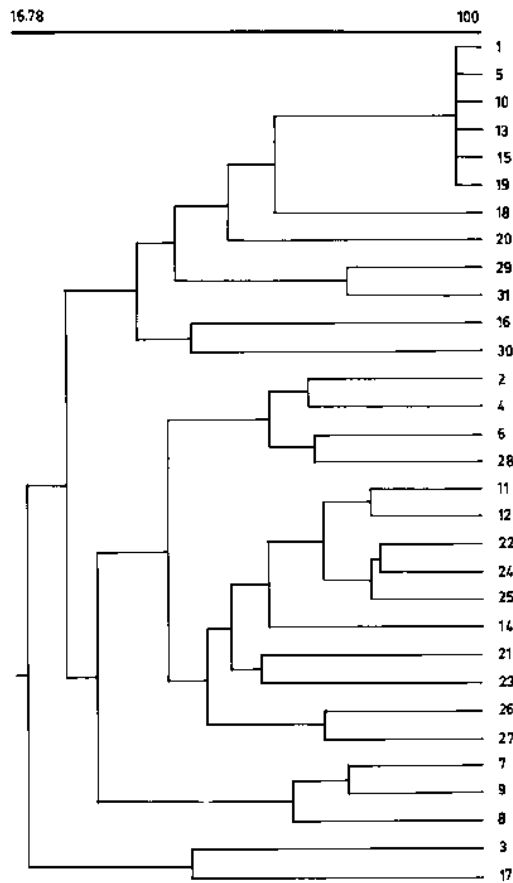
En todo el grupo IIB2, conformado por los clados antes mencionados, predominan los elementos que viven en el bosque pluvial montano, que en algunos casos ascienden hasta el bosque nublado o descienden a los bosques siempreverdes. De acuerdo con Borhidi (1996), estos elementos provenientes de las pluvisilvas montanas se entremezclaron con elementos de la flora cárstica originada al norte de la Sierra Maestra, enriqueciendo considerablemente la flora de esa región de Cuba nororiental.

En el caso de la Sierra de Cubitas, Borhidi (1996) le atribuye el origen de su vegetación a la migración de elementos de los macizos cársticos que bordean la zona de Sagua Baracoa, los cuales actuaron como un centro de evolución primario oriental de la flora de las formaciones cársticas que irradió hacia el centro de la isla.

Un segundo grupo muy coherente, lo conforman los distritos Viñalense, Pinarense, Rosariense y Tablaense, los cuales presentan formaciones mogotiformes con características geológicas y climáticas similares. Este clado se encuentra definido por el resto de las especies

rupícolas de *Asplenium* que requieren estrictamente rocas calcáreas como sustrato para su buen desarrollo y crecimiento.

Básicamente, los grupos obtenidos al aplicar el índice de Sorensen (Fig. 2) y el Análisis de Parsimonia de Endemismos a la matriz de presencia-ausencia de las especies por distrito fitogeográfico, son los mismos. Las diferencias radican fundamentalmente en las relaciones que se establecen entre los grupos. Esto se debe a que el primer método sólo considera la presencia de las especies en los distritos y el segundo, toma en cuenta además la existencia de endemismos en dichos distritos.



**Figura 2.** Dendrograma obtenido al aplicar el Índice de Sorensen a la matriz de presencia-ausencia de las especies por distritos fitogeográficos de Borhidi & Muñiz (1986). 1 guanahacabibense, 2 pinarense, 3 geronense, 4 viñalense, 5 cajalbanense, 6 rosariense, 7 jarucoense, 8 havanense, 9 güinense, 10 cascalense, 11 trinidadense, 12 spirituense, 13 claraense, 14 camagüeyense, 15 holguinense, 16 sagüense, 17 guaimarense, 18 cautoense, 19 gibarense, 20 nipense, 21 cristalense, 22 moaense, 23 baracoense, 24 purialense, 25 yaterense, 26 turquinense, 27 piedraense, 28 tablaense, 29 pilonense, 30 uveroense, 31 guantanamense.

#### 4. Conclusiones

Los representantes cubanos del género *Asplenium* son mayormente rupícolas; se localizan desde el nivel del mar hasta los 1900 m, asociados a vías de agua o en el estrato herbáceo, en bosques húmedos de montaña y en el complejo de vegetación de mogotes, principalmente en condiciones de luz filtrada. El modo de vida rupícola brinda a este grupo de plantas un amplio espectro adaptativo a variaciones ambientales, al constituir una forma intermedia entre los modos de vida epífito y terrestre.

Los factores abióticos con mayor influencia en la distribución en Cuba de las especies objeto de estudio son el régimen climático (valores medios anuales de temperatura, precipitaciones, evaporación y humedad relativa) y la naturaleza del sustrato. Las mayores afinidades florísticas en Cuba, se establecen entre los distritos fitogeográficos montañosos de las regiones central y oriental del país, con elevaciones superiores a los 800 m.

De acuerdo con la frecuencia de aparición de las especies del género en Cuba, se delimitan dos grandes grupos: 18 especies comunes y 19 poco frecuentes o escasas.

#### 5. Agradecimientos

Los autores agradecen a la MSc. Jacqueline Pérez Camacho, por su colaboración en el uso de los métodos de estudio biogeográficos, a la Arq. Yanet Pérez Mark, por la confección de los esquemas y a las siguientes instituciones por financiar estancias de trabajo de los autores en los herbarios NY, BM, B y S, que contribuyeron a obtener parte de estos resultados: The John D. and Catherine T. MacArthur Foundation (1993, 1994), The New York Botanical Garden (1993, 1994), The Royal Society (London) (2000), The British Museum (Natural History) (2000), Botanischer Garten und Botanisches Museum Berlin Dahlem der Freien Universität Berlin (2001) y Svenska Institutet (1998, 2002).

#### 6. Referencias bibliográficas

BORHIDI, A. & O. MUÑIZ

1986. Phytogeographic survey of Cuba II. Floristic relations and phytogeographic subdivision. *Acta Botanica Hungarica* 32: 3-48.

BORHIDI, A.

- 1996 *Phytogeography and vegetation ecology of Cuba*. Akadémiai Kiadó. Budapest.

CAPOTE, R. & R. BERAZÁIN

- 1984 Clasificación de las formaciones vegetales de Cuba. *Revista del Jardín Botánico Nacional* 5(2): 2-23.

CAPOTE, R., N. RICARDO, A. V. GONZÁLEZ, E. E. GARCÍA, D. VILAMAJÓ & J. URBINO

- 1989 Vegetación Actual. Mapa 1. Escala: 1: 1.000.000. *Nuevo Atlas Nacional de Cuba*. Instituto de Geografía. Instituto de Geodesia y Cartografía.

COYULA, R.

- 1991 *Cluster analysis program*. Facultad de Biología. Universidad de La Habana.

- DÍAZ, L. R.  
1989 Regionalización climática general. Mapa 55. Escala: 1: 2.000.000. *Nuevo Atlas Nacional de Cuba. Instituto de Geografía. Instituto de Geodesia y Cartografía.*
- FARRIS, J. S.  
1970 Methods of computing Wagner trees. *Syst. Zool.* 19: 83-92.  
1989 The retention index and the rescaled consistency index. *Cladistic* 5: 417-419.
- IZQUIERDO, A.  
1989 Precipitación Media Anual. Mapa 31. Escala: 1: 2.000.000. *Nuevo Atlas Nacional de Cuba. Instituto de Geografía. Instituto de Geodesia y Cartografía.*
- KLUGE, A. G. & J. S. FARRIS  
1969 Quantitative phylogenetics and the evolution of Anurans. *Syst. Zool.* 18: 1-32.
- LAPINEL, B.  
1989 Temperatura media anual. Mapa 15. Escala: 1: 2.000.000. *Nuevo Atlas Nacional de Cuba. Instituto de Geografía. Instituto de Geodesia y Cartografía.*
- MAGAZ, A. R.  
1989 Relieve. Hipsometría. Mapa 1. Escala: 1: 1.000.000. *Nuevo Atlas Nacional de Cuba. Instituto de Geografía. Instituto de Geodesia y Cartografía.*
- MORRONE, J. J.  
1994 On the identification of areas of endemism. *Syst. Biol.* 43: 438-441.
- NIXON, K. C.  
1999 *WINCLADA ver. 0.9.99 + (BETA)*. Preliminary Documentation.
- PROCTOR, G. R.  
1985 *Ferns of Jamaica*. British Museum of Natural History. London.
- RAUNKIAER, C.  
1934 *The life-form of plants and statistical plant geography*. Clarendon Press, Oxford.
- ROSEN, B. R.  
1988 From fossils to earth history: Applied historical biogeography. In: A. Myers & P. Giller (eds.), *Analytical Biogeography: An integrated approach to the study of animal and plant distribution*: 437-481. Chapman & Hall, London.
- SÁNCHEZ, C.  
1996 *La familia Hymenophyllaceae en Cuba*. Tesis en opción al grado científico de Doctor en Ciencias Biológicas. Jardín Botánico Nacional, Universidad de La Habana.
- SORENSEN, T.  
1948 A method for establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content. *Biol. Skr.* 5(4): 1-34.
- TRYON, R. M. & A. F. TRYON  
1982 *Ferns and allied plants with special reference to tropical America*. Springer Verlag, New York.